Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 12 57—81 München, 15. 12. 1972

Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen.
5. Rhinocerotidae (Mammalia), Systematik und Ökologie

Von KURT HEISSIG[1])

Mit 2 Abbildungen und Tafel 3

Zusammenfassung

Die in der Fossilfundstelle Sandelzhausen besonders häufigen Rhinocerotidae gehören drei Gattungen mit jeweils einer Art an. Für die häufigste und kleinste, die sich durch plumpen Körperbau auszeichnet, wird die neue Gattung *Brachypodella* mit der Typusart *germanica* (WANG 1929) aufgestellt. Diese Art scheidet damit aus dem Verwandtschaftskreis von *Didermocerus sansaniensis* aus. Fast ebenso häufig ist eine mittelgroße Art, *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp., eine der primitivsten *Aceratherium*-Arten. Relativ selten ist demgegenüber die größte Art, *Didermocerus sansaniensis* (LARTET in LAURILLARD 1848). Die beiden Arten *germanica* und *fahlbuschi* müssen aufgrund primitiver Gebißmerkmale und des Auftretens in Braunkohlenfundstellen Biotopen mit hoher Feuchtigkeit zugeschrieben werden; demgegenüber dürfte *D. sansaniensis* weniger eng spezialisiert gewesen sein. Die Zerstreuung zusammengehöriger Stücke nach ihrer Einbringung in die Lagerstätte wird diskutiert.

Summary

The Rhinocerotidae are very abundant in the site of Sandelzhausen. They are represented by three genera and species. For the smallest and most abundant one, characterized by a low built body, it was necessary to erect a new genus, *Brachypodella,* with the type-species *germanica* (WANG 1929). So this species is excluded from the *Didermocerus sansaniensis*-group. *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp., a medium sized, slender species, is nearly as frequent as the former. It is one of the most primitive species of *Aceratherium.* The biggest form, *Didermocerus sansaniensis* (LARTET in LAURILLARD 1848), is scarcer than the two former species. Primitive characters of the molar-teeth and the occurrence of the species in lignite-sites, lead to the conclusion that *B. germanica* and *A. fahlbuschi* lived in a very moist environment; on the other hand *D. sansaniensis* may have been less specialised. The mode of the displacement and scattering of single pieces is discussed.

[1]) Dr. K. HEISSIG, Institut für Paläontologie und historische Geologie der Universität, 8 München 2, Richard-Wagner-Straße 10.

Inhalt

Einleitung

Unter den Großsäugern der Fossillagerstätte Sandelzhausen (zur Geologie s. FAHLBUSCH & GALL 1970 und FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972) sind die Rhinocerotidae zahlenmäßig die weitaus häufigste Gruppe. Damit kommt ihnen zumindest ökologisch ein großes Gewicht zu. Ob stratigraphische Aussagen aufgrund der Rhinocerotidae möglich sind, wird eine eingehendere morphologische Bearbeitung zeigen, die erst nach dem endgültigen Abschluß der Grabungen erfolgen soll. Da bereits die bisherigen Grabungen über 1000 bestimmbare Nashornreste geliefert haben, ist zu erhoffen, daß noch ein zur statistischen Behandlung der Funde ausreichendes Material zusammenkommt.

Aus diesem Grunde wird im folgenden nur das behandelt, was aufgrund von neuem Material nicht modifiziert oder ergänzt werden muß. Dies ist für die systematischen und ökologischen Ergebnisse der Fall.

Das Material umfaßt alle Teile des Skelettes. Gelegentlich ließ die Fundverteilung auf die Zusammengehörigkeit von Einzelknochen schließen. Gegenüber den Resten des postcranialen Skelettes sind die Zähne durch ihre Erhaltung und bessere Bestimmbarkeit stark bevorzugt. Unter den Knochen sind die Wirbel deutlich unterrepräsentiert.

Mehr oder weniger vollständige Schädel liegen von allen drei Arten vor. Vollständige Unterkiefer sind dagegen noch nicht vorhanden, so daß die Kombination der unteren Incisiven mit den Backenzahnreihen auf Vergleichsstudien beruht.

Der größte Teil des dieser Arbeit zugrunde liegenden Materials, vor allem alle Schädelfunde, stammen aus den, vom Sonderforschungsbereich 53 „Palökologie" der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanzierten Grabungen. Die vorliegende Arbeit trägt die Nr. XX der Publikationen des SFB 53 „Palökologie" an der Universität Tübingen.

Das Material von der Fundstelle Sandelzhausen wird in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München aufbewahrt.

Für das System und die Terminologie der morphologischen Elemente an Zähnen und Knochen sei auf meine früheren Arbeiten verwiesen (HEISSIG 1969, 1972).

Herrn Prof. Dr. R. DEHM danke ich für die Überlassung des Materials, den Herren Dr. V. FAHLBUSCH, Dr. H. GALL, Dr. N. SCHMIDT-KITTLER und Dipl.-Geol. H. MAYR für wertvolle Informationen über die Fundstelle.

1. *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp.

Unterfamilie: Aceratheriinae DOLLO 1885
Tribus: Aceratherini DOLLO 1885
Gattung: *Aceratherium* KAUP 1832
Untergattung: *Dromoceratherium* CRUSAFONT, VILLALTA & TRUYOLS 1955

Diagnose der Untergattung (Neufassung): Untergattung der Gattung *Aceratherium* mit kaum reduziertem oberem I^1, und schlankem, nur schwach gekrümmtem I_2. Größenunterschiede zwischen den oberen P gering, Molarisierung vollständig. Untere P und M mit abgeplatteter Protoconidkante und seichter, aber scharfer Außenfurche. Cingula sind allgemein stark, oft klobig entwickelt.

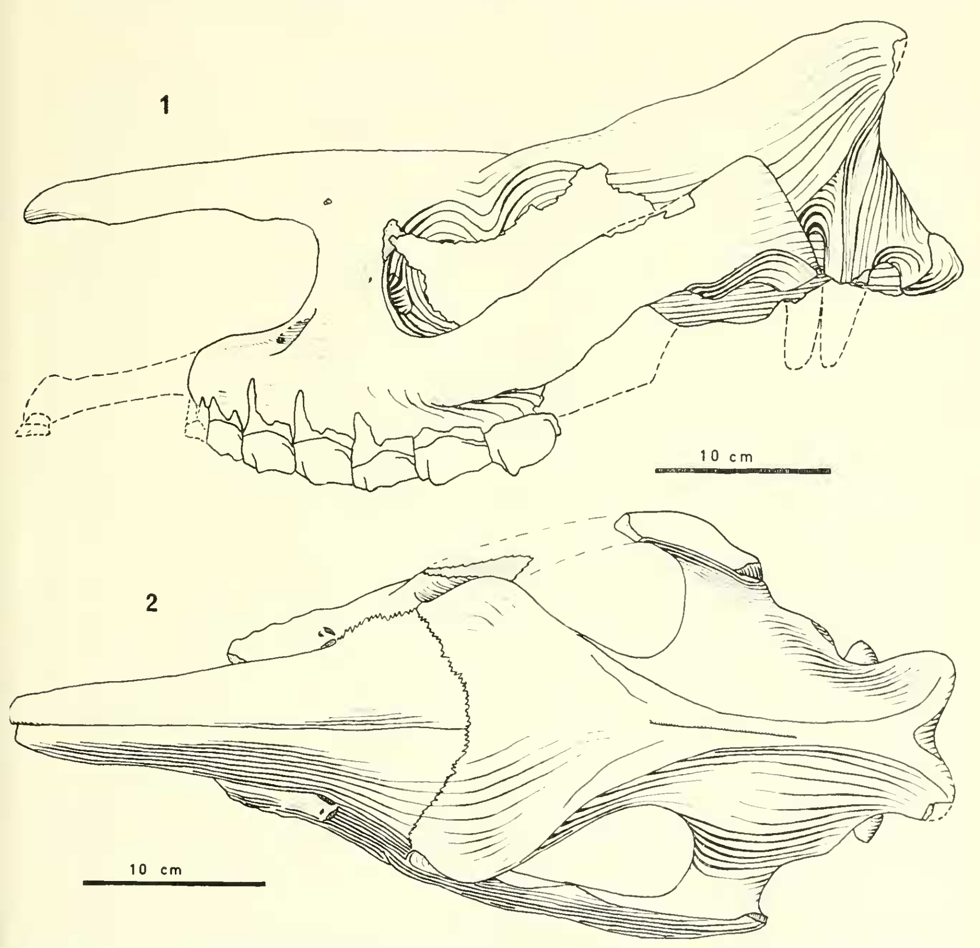


Abb. 1—2: *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp. Holotypus, Schädel 1959 II 400, verkleinert. Zeichnerisch ergänzte Teile sind gestrichelt. 1) von links, 2) von oben.

Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi n. sp.

	1934	*Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER partim — ROMAN & VIRET, S. 29 ff.; Abb. 11, 12; Taf. 8, Fig. 1, 2, 5, 6; Taf. 9, Fig. 1, 2, 5, 7; Taf. 11, Fig. 8—10
non	1934	*Aceratherium* aff. *platyodon* MERMIER partim — ROMAN & VIRET, Taf. 8, Fig. 3, 4; Taf. 9, Fig. 3, 4, 6
	1934	*Ceratorhinus tagicus* ROMAN partim — ROMAN & VIRET, S. 36, Taf. 9, Fig. 10
	1934	*Ceratorhinus* sp. — ROMAN & VIRET, Taf. 9, Fig. 12

Diagnose: Kleine Art der Untergattung *Dromoceratherium* mit primitivem, schlankem I^1 mit auffällig langer Wurzel aber relativ kleiner Krone.

Typlokalität: Sandelzhausen.

Stratum typicum: Obere Süßwassermolasse, untere und mittlere Serie.

Namengebung: Nach Dr. Volker Fahlbusch, der die Grabungen in Sandelzhausen leitete.

Holotypus: Schädel Nr. 1959 II 400, Abb. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1.

Beschreibung des Holotypus: Schädel und Nasenbeine sind schmal und langgestreckt. Die Nasalia sind von vorn nach hinten kaum gewölbt und zeigen keine Spur eines Hornstuhles. Die Naht ist nicht verzahnt und im caudalen Bereich durch eine tiefe Rinne der Oberseite markiert. Die Nasalincisur reicht bis zwischen P3 und P4; ihr Hinterrand bildet mit den Nasalia einen rechten Winkel.

Die Stirn ist relativ breit, mit starken Überaugenwülsten. Die von diesen ausgehenden Cristae parietales konvergieren nach hinten außergewöhnlich stark und bilden eine sehr lange Crista sagittalis. Das Hinterhaupt ist dementsprechend schmal. Es bildet eine senkrechte Fläche, über die die Condylen stark vorragen. Die Jochbögen laden im Verhältnis zur Stirnbreite stark aus.

Die Orbita ist nicht so eng wie bei *A. incisivum;* sie reicht bis über die Mitte des M^1 nach vorn. Das For. infraorbitale liegt über P^3. Der hintere Gaumenausschnitt reicht bis zur Mitte der M^2 nach vorn.

Die Backenzähne (das Vordergebiß fehlt) sind vom einfachen Bau aller primitiven Aceratherini. P^1 war persistent. Die anderen P sind molariform; ihre Außenwand ist verflacht. Der Paraconus ist stark nach hinten geneigt und nur bei P^4 markant. Die Parastylfurche ist stumpf, stufenförmig. Das Außencingulum ist hinter dem Metaconus stark, sonst können Runzeln auftreten. Die Querjoche sind kaum schräggestellt, das Crochet ist schwach, eine Crista kaum angedeutet. Nur beim linken P^2 ist eine schwache Brücke vorhanden, bei P^4 dagegen ein deutliches Antecrochet. Von den Furchen der Innenhöcker ist nur die hintere Protoconusfurche vorhanden, die bei P^3 schwach, bei P^4 deutlicher entwickelt ist. Bei beiden Zähnen fließt sie basal mit dem Medisinus zusammen. Die Postfossette ist eng, tief, mittellang und schlitzförmig. Das Innencingulum ist geschlossen, hoch über der Kronenbasis.

Die Molaren haben einen stärker vorspringenden Paraconus und eine scharfe Parastylfurche; nur der Paraconus des M^1 ist außen abgeplattet und nach hinten nur undeutlich begrenzt. Der Mesostyl ist schwach erkennbar. Die Querjoche sind parallel und schwach schräggestellt. Das Crochet ist sehr kurz, das Antecrochet kräftig, aber abgeplattet, so daß der Medisinus nur einmal kräftig geknickt ist. Er biegt basal kaum um das Crochet herum. Beide Protoconusfurchen sind stark und scharf, die vordere Hypoconusfurche ist schwach. Unabhängig vom Cingulum ist im Ausgang des Medisinus ein selbständiger Schmelzknoten oder Zapfen entwickelt, der bei M^3 am stärksten ist. Die Postfossette ist tief, eng und schlitzförmig. Das Innencingu-

lum bildet nur im Ausgang des Medisinus einen v-förmigen Riegel relativ hoch über der Basis. Das Außencingulum reicht von hinten weit über die Hinterwurzel nach vorn; es bildet eine Leiste knapp über der Schmelzbasis.

Der M^3 hat einen langen Talon mit weit labial liegender Spitze und eine Andeutung der Ectolophkante.

Paratypen:

Symphysenbruchstück mit den I_2. Nr. 1959 II 403

Die Symphyse ist schmal und relativ niedrig. Die I_2 stehen nahe beieinander und lassen keinen Raum für die I_1, von denen keine Spur vorhanden ist. Symphysenunterseite und I_2 sind kaum aufwärts gebogen. Das Diastema ist kurz, die Symphysenoberseite flach rinnenförmig. Die I_2 sind mittelstark, lanzettförmig, sehr schwach in beiden Richtungen gekrümmt. Die Krone ist lang, mit sehr schwacher flügelartiger Verbreiterung an der Basis. Ihr Querschnitt ist dreieckig mit scharfem Distolabialwinkel. Basal ist eine schwache Distalschneide entwickelt. Die Lingualfläche trägt nur basal eine sehr schwache Schmelzbedeckung. Die Usurfläche ist verwaschen und trägt keine Thegosis-Striae.

Die Wurzel der I_2 reicht bis unter den Hinterrand von P_2; im selben Bereich liegt der Hinterrand der Symphyse und das hinterste Foramen mentale.

Oberer I^1 li. 1959 II 402

Der obere Incisiv ist relativ klein gegenüber dem unteren. Die Krone ist kurz, meißelförmig mit hinten stark abfallender Schneide. Sie ist labial stark geglättet, doch ohne klare Usurfläche. Lingual ist der Hinterrand des Primärkonus durch eine deutliche Kante markiert. Der Zahnhals ist kräftig eingeschnürt. Die Wurzel ist sehr lang und schlank.

Untere Zahnreihe P_2—M_2 re, 1959 II 401

Die Prämolaren sind einfach gebaut, mit flachen, zugeschärften Zahngruben und sehr hoch über der Basis verlaufenden starken Cingula, die einen Riegel unter der Talonidgrube bilden. Der P_2 ist sehr lang und schmal und in seiner Größe gegenüber den übrigen P nicht reduziert. Die Prämolaren sind im Verhältnis zu den Molaren groß. Das wichtigste Merkmal ist die deutliche Verflachung der gesamten Außenwand, vor allem der Protoconidkante und der Außenseite des Hypolophids, die sogar eine schwache senkrechte Rinne trägt.

Die Molaren sind sehr primitiv und zeigen keine diagnostisch wertvollen Merkmale. Gegenüber den P fällt die abweichende Cingulum-Verteilung auf. Das Innencingulum unter der Talonidgrube fehlt beim M_2 ganz, beim M_1 fast ganz. Dagegen ist in der scharfen Außenfurche immer ein Cingulum-Riegel entwickelt, der bei den P fehlt.

Vergleiche mit *A. (Dromoceratherium) mirallesi* (Crusafont, Villalta & Truyols 1955), der Typusart der Untergattung.

Von dieser Art sind weder Reste des Schädels noch der oberen Backenzähne bekannt. Die unteren Backenzähne zeigen bei beiden Formen eine Übereinstimmung in der Abplattung der Außenwand der P. Da dieses Merkmal bei keiner anderen *Aceratherium*-Art auftritt, deutet es als Sonderbildung auf eine enge Verwandtschaft beider Formen hin. Die Unterschiede sind gering:

Aceratherium (D.) fahlbuschi ist kleiner (die P 10 — 20 %, die M 15 — 25 %), die Molarenreihe ist im Verhältnis zu den Prämolaren kürzer als bei *mirallesi.* Die Cingula sind bei *fahlbuschi* stärker, die Zahngruben liegen etwas höher über der Kronenbasis.

Die unteren I_2 bieten keine nennenswerten Unterschiede. Dagegen ist der obere I^1 bei *mirallesi* breiter und hat eine dickere, kürzere Wurzel.

Trotz dieser relativ unbedeutenden Verschiedenheiten sprechen folgende Gründe für die artliche Selbständigkeit von *A. (D.) fahlbuschi:*

Eine großwüchsige Form von *A. (Dromoceratherium),* die in Georgensgmünd (Obermiozän) vorkommt, zeigt dieselbe Entwicklung des I^1 wie *mirallesi.* Das bedeutet, daß sich diese Form vom Burdigal bis zum Torton neben der kleineren Form (erstes Auftreten in La Romieu) gehalten hat. Das ist bei Rassen einer Art sehr unwahrscheinlich, noch dazu wenn sie in eng benachbarten Gebieten vorkommen.

Das System der Aceratherini und die Stellung der Untergattung *A. (Dromoceratherium)*

a. Schädelmorphologie:

Unter den Aceratherini lassen sich grundsätzlich zwei Schädeltypen unterscheiden: Ein primitiverer mit schmaler Stirn, schmalem Hinterhaupt und weit ausladenden Jochbögen und ein modernerer mit breiterer Stirn, breiterem Hinterhaupt und eng anliegenden Jochbögen. Dem entspricht bei der primitiveren Gruppe eine lange Sagittalcrista, während sie bei der modernen Gruppe kurz ist oder fehlt.

Zur ersten Gruppe gehören außer *A. (Dromoceratherium)* auch die *Aceratherium*-Arten *tetradactylum* (Lartet 1839), *depereti* Borissiak 1927, *acutirostratum* (Deraniyagala 1951)

Tabelle 1: Schädelmaße der Arten von Sandelzhausen und eines Vergleichsstückes

Maße in Projektion (in mm)	Sansan	Sandelzhausen		
	Ac. tetradactylum Paris 3378	*A. (D.) fahlbuschi* München 1959 II 400	*B. germanica* 404	*D. sansaniensis* 411
Länge Cr. occipital. — Spitze der Nasalia	530	516	(320)	596
L. Condyli — P_2 vorn	—	431	330	434
L. Orbita — Nasalincisur	55	43	47	116
L. freie Nasalia	180	172	85"	140
P^2—M^3	219	196	170	184
L. der Schläfengrube	130	112	85	116
Breite am Jochbogen	320	270	270	294
B. der Stirn	193	175	128	192
B. Hinterhaupt oben	141	(98)	127	182
B. über die Condylen	138	119	89	130
B. der Nasalia-Basis	137	86	58	144
Querdistanz der M^3	—	82	57	86
Höhe des Hinterhaupts	(174)	(161)	(142)"	—
H. der Nasalincisur über P^2	—	62	—	—
H. der Stirn über M^2-Basis	—	(148)	—	—

": Maß von anderem Individuum.

Zur zweiten Gruppe gehören die *Aceratherium*-Arten *platyodon* MERMIER 1895, *simorrense* (LARTET 1848) und *incisivum* KAUP 1832, die Gattungen *Mesaceratherium, Aphelops* und alle Gattungen der *Chilotherium*-Gruppe.

Unbekannt ist die Schädelform von *A. belvederense* (WANG 1929a) und von *Plesiaceratherium*.

In beiden Gruppen verläuft die Reduktion der Nasalia und die Rückwärtsverlagerung der Nasalincisur etwa parallel, während der Übergang von der primitiven Schädelform zur moderneren höchstens bei einer Form noch beobachtet werden kann *(A. tetradactylum — incisivum)*, bei allen anderen aber schon vollzogen ist oder ausbleibt.

Tabelle 2: Maße am Gebiß der Sandelzhausener Arten und einiger Vergleichsstücke

Maße:	Sansan	Sandelzhausen			Georgensgmd.
	A. tetradactylum	*A. (D.) fahlbuschi*	*D. sansaniensis*	*Brachypodella germanica*	
	Paris	München			München
Nr.	3378	1959 II 400	411	404	A.S. 7 Holot.
P^2—M^3	219	196 re	184 li	170 li	188 li
P^2—P^4	102	87	83	73	80
M^1—M^3	130"	109	107	107	115
L:B P^2	28:37	24:33	24:30	21:28	—
L:B P^3	33:50	29:39	38:36	25:35	25:38
L:B P^4	—:53"	32:43	30:41	28:41	29:44
L:B M^1	— —	32:44	31:42	31:40	33:45
L:B M^2	44:57"	36:47	36:44	37:41	42:50
L:B M^3	45:52"	41:42	33:42	36:40	41:48
Nr.	T	401	412	406	1902 I 2
P_2—M_3	242	— re	202 li	167 re	177 li
P_2—P_4	114	86	91	67	72
M_1—M_3	128	—	111	100	105
L:B P_2	26:18	26:16	27:18	17:14	19:14
L:B P_3	32:22	30:19	30:22	25:18	26:18
L:B P_4	36:25	32:22	33:25	27:23	27:22
L:B M_1	36:25	32:22	34:24	30:24	32:23
L:B M_2	41:26	37:22	38:26	34:22	36:23
L:B M_3	42:25	—	40:27	39:22	38:23
Nr.		402		407	
I^1 L:B Basis	—	30:11	—	40:18	—
Nr.	?	403	413	409	1902 I 2
I_2 B:D Basis	37:25	31:20	22:15	32:17	21:13 (♀)
I_2-Distanz	—	19	—	—	—

": Maß von anderem Individuum.

b. V o r d e r g e b i ß :

Die Incisiven sind bei den Aceratherini besonders stark differenziert, doch sind vor allem die oberen selten im Zusammenhang mit den übrigen Resten erhalten.

Obere Incisiven sind erhalten bei *Mesaceratherium*, *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* und *mirallesi* und *A. simorrense*.

Sie fehlen sicher bei *A. tetradactylum*, *acutirostratum*, *Aphelops* und allen Gattungen der *Chilotherium*-Gruppe.

Untere Incisiven bieten weniger Merkmale. Ihre Krümmung ist stark bei *Mesaceratherium*, *A. simorrense* und primitiven *Chilotherium*-Arten.

Mittelstark gekrümmte I_2 haben *A. (A.) tetradactylum* und *incivisum* und höher entwickelte *Chilotherium*-Arten.

Schwach gekrümmte I_2 haben die *A. (Dromoceratherium)*-Arten und *A. platyodon*.

c. B a c k e n z ä h n e :

Die oberen Backenzähne sind bei den primitiveren Aceratherini sehr uniform. Einzelne Formen zeigen Sondermerkmale oder eigenständige Modernisierung einzelner Merkmale, doch lassen sich keine generell wichtigen Merkmale finden. Die Molarisierung der oberen P unterliegt einer so starken Variabilität, daß nur Populationen miteinander verglichen werden können. Für *A. (Dromoceratherium) fahlbuschi* wichtig ist die Tatsache, daß keine Modernisierungen auftreten, während bei *Aceratherium* s. str. z. B. eine beginnende Reduktion des Innencingulums der P zu beobachten ist. Auch in der Bildung von Furchen an den Innenhöckern der P geht bereits *A. tetradactylum* weiter. Die Abplattung des Paraconus ist ein Sondermerkmal, das der Abplattung der Außenwand der unteren P entspricht.

Bei den unteren Backenzähnen kann die Reduktion des P_2 als wichtiges Merkmal gewertet werden. *A. (Dromoceratherium)* verhält sich primitiv, da eine Reduktion nicht feststellbar ist. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Mesaceratherium gaimersheimense* (Heissig 1969), *Aceratherium platyodon* und *belvederense*. Bei *A. tetradactylum* wird der P_2 zwar etwas verkleinert, bleibt aber lang und schlank. Ähnlich erfolgt die Verkleinerung bei *A. simorrense* und *Acerorhinus*. Kurz und gedrungen wird der P_2 bei *Plesiaceratherium*, *Chilotherium* und *A. incisivum*.

d. E x t r e m i t ä t e n b a u :

Extremitätenreste sind leider nur von einem Teil der Formen bekannt. Trotzdem läßt sich eine allgemeine Tendenz zur Extremitätenverkürzung feststellen, die im allgemeinen der Modernisierung in anderen Bereichen entspricht. Eine Ausnahme macht *Plesiaceratherium* mit besonders schlanken Extremitäten, das im Gebiß eher modern als primitiv ist.

Unter den übrigen Formen hat A. *(Dromoceratherium) fahlbuschi* die schlanksten Metapodien, dann folgen *A. (D.) mirallesi*, *A. tetradactylum* und *depereti*. Besonders stark ist die Verkürzung bei der *Chilotherium*-Gruppe, die auch sonst besonders viele moderne Merkmale aufweist.

Aus diesen Gegenüberstellungen ergibt sich, daß die primitiven *Aceratherium*-Formen eine sehr eng geschlossene Gruppe bilden. Unter diesen behalten die Arten *mirallesi* und *fahlbuschi* als einzige ihre oberen I^1, während diese in den Linien

tetradactylum — incisivum und *acutirostratum* verloren gehen. Auch im übrigen zeigen beide Arten keine Tendenzen zur Modernisierung, während *tetradactylum-incisivum* und *acutirostratum* in mehreren Merkmalen moderner sind. Aus diesen Gründen ist eine Gegenüberstellung der Formenkreise als *Aceratherium* s. str. und *Aceratherium (Dromoceratherium)* berechtigt. Da jedoch außer der Abplattung der Außenwand bei den P keine Sondermerkmale die Untergattung *A. (Dromoceratherium)* gegenüber *Aceratherium* s. str. charakterisieren, halte ich eine Abtrennung als eigene Gattung nicht für angemessen.

In der Schwebe bleibt dagegen die Stellung mehrerer anderer *Aceratherium*-Arten:

A. platyodon und *A. simorrense* haben einen moderneren Schädelbau. Von *A. belvederense* sind überhaupt nur die Zahnreihen bekannt. *A. platyodon* könnte eine Seitenlinie von *Aceratherium* s. str. sein, deren Schädel frühzeitig modernisiert wurde. *A. simorrense* erinnert in der stärkeren Krümmung der I_2 und in der Größe der I^1 an die oligomiozäne Gattung *Mesaceratherium*, die ebenfalls einen moderneren Schädel hat (Spillmann 1969); allerdings ist *simorrense* eher etwas kleiner als *Mesaceratherium*. *A. belvederense* kann noch nicht näher beurteilt werden.

2. *Brachypodella* n. gen. *germanica* (WANG 1929)

Unterfamilie: Aceratheriinae
Tribus: Teleoceratini
Gattung: *Brachypodella* n. gen.

Diagnose der Gattung: Kleine bis mittelgroße Teleoceratini mit eingesatteltem Schädelprofil. Nasalia mittellang oder verkürzt, zumindest im männlichen Geschlecht horntragend. I^1 groß, hinten stark verbreitert. Prämolaren gegenüber den Molaren stark verkürzt, von P2—P4 stark an Größe zunehmend. Obere P sehr breit, mit deutlichem Metaconuswulst und gezähntem Crochet. Obere M mit deutlicher hinterer Hypoconusfurche. Unterer P_2 stark reduziert. Alle Extremitätenknochen sind stark verkürzt.

Typusart: *Brachypodella germanica* (Wang 1929)

Brachypodella germanica (Wang 1929)

1834 ohne Bestimmung — H. v. Meyer, Taf. 6, Fig. 50
1896a *Acerotherium platyodon* — Mermier, S. 257—260
v 1908 *Diceratherium Douvillei* partim — Mayet, S. 92, Abb. 27, Taf. 3, Fig. 4
v 1909 *Rhinoceros (Ceratorhinus) sansaniensis* Lartet partim — Zdarsky, S. 235 ff.; Taf. 6, Fig. 6—9
v 1915 *Ceratorhinus sansaniensis* Lartet partim — Teppner, S. 27
1925 „*Rhinoceros turonensis* Bourgeois“ partim — Stehlin & Helbing, S. 129 ff.
v 1929 *Dicerorhinus germanicus* n. spec. — Wang, S. 191 ff.; Taf. 8, Fig. 1—4; Taf. 9, Fig. 1, 2; Abb. 2 B
1929 *Diceratherium steinheimense* (Jaeger) — Wang, S. 203; Taf. 8, Fig. 5—7
v non 1929a *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. — Wang, S. 4; Taf. 2, Fig. 5
1934 *Ceratorhinus tagicus* Roman partim — Roman & Viret, S. 35; Taf. 9, Fig. 9, 11
1965 *Brachypotherium aurelianense* Nouel — Ballesio, Battetta, David & Mein, S. 75; Taf. 7, Fig. 3a, 3b

1970 *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe partim — MOTTL, S. 83, 89, 98, 102, 103

Holotypus: Linkes Oberkieferstück P^2—M^3, Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol. München Nr. A. S. 7

Locus typicus: Georgensgmünd

Stratum typicum: Obermiozän

Diagnose (Neufassung): Typusart der Gattung *Brachypodella* mit besonders starker Entwicklung des Außencingulums an den oberen Backenzähnen. M^3 mit stark reduziertem Talon. I^1 hinten sehr stark verbreitert, auffällig niederkronig. I_2 fast waagerecht eingepflanzt. P_1 klein, kegelförmig, nicht persistent.

Bemerkungen: WANG (1929), der seine neue Art aus nicht näher bezeichneten Gründen zu *Dicerorhinus* stellt, folgert daraus, daß die kleinen plumpen Extremitätenknochen von Georgensgmünd nicht zu dieser Art gehören können, da *Dicerorhinus* keine plumpen Extremitäten hat. Er stellte die Reste mit erheblichen Zweifeln zu „*Diceratherium steinheimense*". Die neuen Funde von Sandelzhausen haben nun gezeigt, daß die als „*germanicus*" bezeichneten Zähne tatsächlich zu den plumpen, kleinen Extremitätenknochen gehören, und daß damit diese Art, die kräftige obere Incisiven hat, zu den Teleoceratini zu stellen ist.

Beschreibung der neuen Funde:

Schädel Nr. 1959 II 404: Der vollständigste Schädel von Sandelzhausen stimmt in all den Merkmalen mit dem Holotypus überein, die am Holotypus noch zu erkennen sind, ist aber deutlich kleiner.

Das Stirnprofil ist stark eingebogen, wobei die Verdrückung die Sattelung verstärkt und die Nasalia stärker aufgerichtet hat. Diese sind hinten sehr breit und verschmälern sich rasch nach vorn. In der Medianlinie sind sie durch eine kräftige Furche getrennt. Die Spitze fehlt, so daß über Hornbildungen nichts gesagt werden kann. Ein weiterer, 1972 gefundener Schädel zeigt einen kleinen, kugeligen Hornstuhl. Die Stirn ist breit und bildet starke Wülste über den Orbitae. Nach hinten konvergieren die Cristae parietales zunächst schwach, dann stärker, um zu einer kurzen Sagittalcrista zusammenzulaufen. Das Hinterhaupt ist breit, kastenförmig; die Jochbögen laden sehr weit aus.

Die Nasalincisur endet über dem Vorderrand des P^3, das For. infraorbitale liegt ebenfalls über P^3. Die Orbita reicht bis über die Mitte des M^1 nach vorn. Der hintere Gaumenausschnitt erstreckt sich bis zur Vorderhälfte der M^2, beim flachgedrückten Schädel nur bis zum Hinterrand des M^2.

Incisiven: An den Incisiven ist bei dieser Art der stärkste Geschlechtsdimorphismus unter den drei Arten zu beobachten. Die oberen weiblichen I^1 erreichen etwa die Hälfte der Länge der männlichen. Bei den unteren I_2 erreichen die weiblichen etwas mehr als die halbe Breite der männlichen.

Die oberen I^1 sind auffällig geformt: Sie sind vorn sehr schmal, hinten dagegen stark nach labial verbreitert. Die Kronenhöhe ist sehr niedrig, so daß die Zahnkrone nicht mehr die bei Rhinocerotiden weit verbreitete Meißelform hat, sondern mehr bohnen- oder kappenförmig wird. Die Längsschneide wird zu einer aufgesetzten Kante. Die Abkauung erfolgt im wesentlichen im hinteren Kronenteil, wo immer kräftige Thegosis-Striae vorhanden sind. Die vordere Spitze zeigt meist nur eine diffuse Usur.

Die unteren I_2 sind stark gekrümmt, mit einer breit, flügelartig ausladenden

Kronenbasis und einer scharfen mesialen Schneide. Sie sind fast waagerecht im Unterkiefer eingepflanzt, krümmen sich aber stark nach oben. Von den I_1 sind nur die Alveolen bekannt.

B a c k e n z ä h n e : Die oberen Prämolaren sind im Verhältnis zu den Molaren stark verkürzt. Die Breite nimmt stark nach vorn ab, wobei schon der P^2 deutliche Zeichen einer Reduktion zeigt. Der P^1 ist sehr klein und fällt bald nach dem Zahnwechsel aus. P^2—P^4 sind voll molariform, mit einem starken Antecrochet, das eine niedrige Innenschwelle bildet. Die Außenwand ist primitiv, mit einem schmalen, nach hinten geneigten Paraconus und einem relativ langen Parastyl. Der Mesostyl ist nur beim P^4 deutlicher, sonst nur bei frischen Zähnen erkennbar. Der Metaconus ist immer durch einen deutlichen Wulst markiert, der nach oben zu einer schmalen, flachen Rippe werden kann. Die Querjoche divergieren nach innen und sind nur schwach schräggestellt. Das schwache Crochet ist meist creneliert oder besteht aus mehreren Fältchen. Eine Crista fehlt immer. Vordere und hintere Protoconusfurche sind stark entwickelt. Die Postfossette ist dreieckig, trichterförmig. Das Innencingulum bildet meist nur einen Bogen zwischen den Höckern. Das Außencingulum kann über die ganze Außenseite als schwacher Saum an der Basis entwikkelt sein, meist fehlt es streckenweise.

Die oberen Molaren sind sehr viel länger als die P. Der Parastyl ist kurz und immer durch eine scharfe und tiefe Furche vom Paraconus getrennt. Dieser ist schmal und markant. Mesostyl und Metaconus werden erst nahe der Kaufläche als schwache Wülste erkennbar. Die Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den P und divergieren nur bei frischen Zähnen. Das auffallendste Element ist das runde, weit ausladende Antecrochet und die starke Schnürung des rundlichen Protoconus. Das Crochet ist kräftig, meist einfach. Obwohl gelegentlich eine Crista auftritt, hat das Crochet nie eine Verbindung mit dieser, sondern eher mit einer selten auftretenden kleinen Crochet-Gegenfalte. Zu einer vollständigen Verbindung mit dieser kommt es nur bei einem M^3 des Schädels von Sandelzhausen. Es sind beide Hypoconusfurchen entwickelt, meist zugeschärft, wenn auch schwächer als die des Protoconus. Die Postfossette ist oben dreieckig, in der Tiefe schlitzförmig. Das Außencingulum entspricht etwa dem der P, das Innencingulum bildet meist nur einen Zapfen im Medisinus, kann aber auch fehlen. Beim M^3 ist es als schwacher Riegel ausgebildet.

Der Talon des M^3 ist zu einer einfachen, schräg nach außen abfallenden Leiste reduziert, die sehr weit lingual liegt. Die Ectolophkante ist als Streifen angedeutet, aber meist nicht mehr klar von der Innenkante des Metalophs getrennt.

Die unteren Prämolaren sind ebenfalls gegenüber den Molaren stark verkürzt. Der P_1 tritt noch auf, erreicht die Kaufläche aber nicht. Er ist kegelförmig, einwurzelig. P_2 ist stark verkürzt. Das Paralophid bildet eine gerade, kurze Schneide nach vorn. Der hintere Abschnitt entspricht den übrigen P, unterscheidet sich aber durch die starke Schrägstellung des Metalophid-Innenschenkels, der meist das Endoconid erreicht und damit die Talonidgrube völlig abschließt. P_3 und P_4 sind bis auf wenige Merkmale den M völlig angeglichen. Die Hauptunterschiede sind die starke Protoconidfalte, die bei den M bis auf wenige M_3 fehlt, die vordere Außenfurche bei P_2 und P_3 und die schwächere Schrägstellung der Talonidgrube bei den P.

Alle unteren Backenzähne haben eine scharfe, tiefe Außenfurche. Meta- und Paralophid sind rechtwinklig geknickt. Das Paralophid bildet einen kurzen Haken,

der direkt oder nach einer kurzen Unterbrechung (bei den P) in die steil abfallende Cingulum-Leiste übergeht. Die Trigonidgrube ist stumpf und stark nach innen geneigt; sie liegt bei den P hoch über der Basis und geht lingual in eine steile Rinne über. Bei den M, vor allem bei M_2 und M_3, sitzt sie tiefer und endet lingual direkt im Cingulum. Die Kerbe zwischen den Jochen ist seicht, nur bei den hinteren M etwas tiefer. Das Hypolophid ist immer kräftig einfach geknickt, mit einem relativ kurzen Außenschenkel. Die Talonidgrube ist eng und hat einen stark zugeschärften Boden, der immer nach lingual abfällt. Bei den M kann die Kerbe nach einem scharfen Knick mit der Kerbe zwischen den Jochen verbunden sein. Das Außencingulum ist sehr schwach und meist nur in der Außenfurche oder dahinter entwickelt. Das Innencingulum kann unter der Talonidgrube ganz fehlen, meistens bildet es einen schwachen v-förmigen Riegel, tief unter deren Ausgang. Die vordere Cingulum-Leiste endet meist an der Rinne der Trigonidgrube, kann sich aber nahe der Kronenbasis bis weit unter das Metaconid fortsetzen.

Extremitätenknochen: Bei den Extremitätenknochen fällt die starke Verkürzung auf. Für die Zuordnung zu den Teleoceratini sind weiterhin wichtig: Die niedrige walzenförmige Form des Astragalus, mit einer Verschiebung der Trochlea nach lateral und einer Vergrößerung der Fibula-Facette; der hohe Processus calcanei; das Auftreten einer volaren Gelenkfläche zwischen Radiale und Intermedium.

Damit ist eine nähere Verwandtschaft mit kurzfüßigen Aceratherini (*Chilotherium)* ausgeschlossen. Auf weitere Einzelmerkmale soll nur im Zusammenhang mit nahe verwandten Formen eingegangen werden.

Das System der Teleoceratini und die Stellung der Gattung *Brachypodella* n. gen.

Schädelbau: Die wichtigsten Merkmale am Schädel der Teleoceratini sind die Form der Nasalia und die Krümmung des Stirnprofils.

Ausgehend von primitiven Formen des Oligozäns wie *Brachydiceratherium lemanense* (Pomel 1853), die lange, schmale Nasalia mit einem kleinen gespaltenen Hornstuhl haben, und deren Schädelprofil noch fast gerade ist, bilden sich im Miozän zwei wichtige Typen heraus, denen beiden eine Verkürzung der Nasalia und eine Verbreiterung der Stirn gegenüber den älteren Formen gemeinsam ist.

Eine Gruppe, bei der der Hornstuhl verlorengeht, die Nasalia stark verkürzt werden und das Stirnprofil gerade bleibt, ist nur in ihrer Endform, der Gattung *Brachypotherium* bekannt. Die andere Gruppe mit stärker eingesattelter Stirn, etwas längeren Nasalia und bleibendem Hornstuhl endet mit *Teleoceras,* ist aber durch mehrere weitere Formen belegt, z. B. „*Brachypotherium*" *aurelianense* (Nouel 1866) und *Diaceratherium tomerdingense* Dietrich 1931.

Brachypodella hat verkürzte Nasalia und ein stark durchgebogenes Schädelprofil, gehört also im Schädelbau in die Verwandtschaft von *Teleoceras,* nicht in die von *Brachypotherium.* Die Nasalincisur entspricht den Verhältnissen bei *aurelianense* und *lemanense,* verhält sich also primitiv.

Ein in seiner Stellung etwas zweifelhafter Fund, den Wang (1929) zu seiner Art *germanicus* stellt, ist ein Schädel ohne Fundangabe aus dem Museum von Nérac (Roman 1909). Er vereinigt die Gebißmerkmale von *Brachypodella* mit einem

schwach konkaven Schädelprofil und langen, primitiven Nasalia. Das Stück ist außerdem erheblich größer als *B. germanica.*

Incisiven: Die Incisiven sind bei den Teleoceratini nicht besonders differenziert, vor allem die unteren sind sehr einheitlich. Bei den oberen I^1 ist die für *Brachypodella* typische Form sonst nirgendwo anzutreffen, was nur als späte, eigenständige Spezialisierung dieser Gattung gedeutet werden kann.

Backenzähne: Wie im Schädelbau, so lassen sich auch bei den oberen Backenzähnen zwei Grundtypen unterscheiden: Ein Typ hat eine schwach gegliederte Außenwand der oberen P und allgemein starke Cingula, wozu *Brachydiceratherium* und *Brachypotherium* gehören.

Der zweite Typ umfaßt alle übrigen Teleoceratini und hat eine kräftigere Metaconusrippe an den oberen P und allgemein schwächere Cingula.

Unter den Formen der zweiten Gruppe sind *Teleoceras* und *Aprotodon* durch hochkronige Zähne ausgezeichnet, was für *Brachypodella* und die übrigen europäischen Formen nicht zutrifft.

Auch unter dieser Restgruppe lassen sich nochmals zwei Formenkreise ausgliedern: *Diaceratherium tomerdingense* und die Art *aurelianense* haben stärkere Innencingula, schwach konvergente Querjoche und eine konvexe Außenwand der oberen P. Ein Außencingulum fehlt. *Brachypodella germanica,* der Schädel von Nérac und *„Diceratherium" douvillei* Osborn 1900, haben obere P mit einem sehr schwachen Innencingulum, divergenten Querjochen und einer stärkeren Metaconusrippe, so daß die Außenwand mehr konkav erscheint. *B. germanica* hat aber innerhalb der ganzen Gruppe eine Sonderstellung, als sie das stärkste Außencingulum hat und zugleich die kleinste und geologisch jüngste Form ist. Es kommt daher keine der bisher besprochenen Formen als Vorfahrenform für *B. germanica* in Frage.

Eine weitere Form, deren Oberkiefergebiß sich sehr gut an *Brachypodella* anschließen läßt, ist *„Dicerorhinus tagicus* (Roman 1907)". Dies gilt allerdings nur für den Holotypus, von dem nur die oberen Backenzähne bekannt sind. Fast alle Formen anderer Lokalitäten, insbesondere älter als Burdigal, die zu dieser Art gestellt wurden, haben außer der geringen Größe keine gemeinsamen Merkmale. Meist handelt es sich um *Protaceratherium minutum* (Cuvier 1822).

Der Holotypus von *tagicus* hat denselben Typ der Außenwand und des Cingulums wie die P und M von *Brachypodella germanica.* Auch das Außencingulum ist stark entwickelt. Die Querjoche der P sind allerdings nicht divergent, sondern parallel oder schwach konvergent; fast alle P haben noch eine linguale Brücke. Der M^3 hat noch einen langen Talon. Die P haben eine gut entwickelte Crista. Alle Zähne sind erheblich kleiner als bei *B. germanica.* Außer dem Auftreten einer Crista an den P können alle diese Merkmale als primitiver gedeutet werden und schließen damit eine Aszendenz nicht aus.

Eine Reihe von sehr charakteristischen Merkmalen findet sich bei beiden Arten: Die sehr scharfe Parastylfurche der M, die hintere Hypoconusfurche der M, die starken Breitenunterschiede der P, die geringe Größe der P gegenüber den M und die starke Horizontalskulptur des Schmelzes.

Die unteren Backenzähne ergeben im ganzen dasselbe Bild, bieten aber wesentlich weniger Merkmale. Die Verkürzung des P_2 und die relative Länge der übrigen P erlaubt es *„Diceratherium douvillei* Osborn" und *Brachypodella germanica* mit kurzen P den Formen mit langen P_3 und P_4 und mäßig verkürztem P_2 gegen-

überzustellen, zu denen *Diaceratherium tomerdingense* und *„Brachypotherium“ aurelianense* gehören.

Extremitätenknochen: Unter den Teleoceratini lassen sich grundsätzlich die älteren, vierzehigen und die jüngeren, dreizehigen Formen gegenüberstellen. Ein voll entwickeltes MC V haben noch *Brachydiceratherium, Diaceratherium tomerdingense* und *„Brachypotherium“ aurelianense. Teleoceras* und *Brachypotherium* gehören zur jüngeren, dreizehigen Gruppe, bei denen das MC V zu einem kleinen, rundlichen Knochen ohne distale Gelenkfläche reduziert ist. *Brachypodella* nimmt eine Mittelstellung ein.

Unter diesen Formen ist dieser Knochen bei *Brachypotherium* stark seitlich oder sogar nach oben gekippt, während die Kippung bei *Brachypodella* und *Teleoceras* schwach bleibt.

Wie bei *Teleoceras* kann es auch bei *Brachypodella* zwischen Intermedium und Carpale 4 zu einer zusätzlichen hinteren Gelenkung kommen, die *Brachypotherium* fehlt.

Eine zusammenfassende Wertung aller dieser Befunde zeigt, daß die Gattung *Brachypodella* von allen anderen deutlich getrennt ist. Sie umfaßt vermutlich zwei Stammlinien, deren eine die Arten *B. tagica* (Roman 1907) und *B. germanica* (Wang 1929), die andere *B. douvillei* (Osborn 1900) umfaßt. Der Schädel von Nérac ist vermutlich *B. douvillei* oder zumindest derselben Stammlinie zuzuordnen.

Die Gattung zeigt morphologisch engere Beziehungen zu *Teleoceras* und *Diaceratherium,* dem auch die Art *aurelianense* zuzuordnen ist, ist aber im Zahnbau primitiver als die erstere, im Extremitätenbau moderner als die zweite.

3. *Didermocerus sansaniensis* (LARTET 1848)

Unterfamilie: Rhinocerotinae Gray 1821
Tribus: Rhinocerotini Gray 1821
Gattung: *Didermocerus* Brookes 1828
syn. *Dicerorhinus* Gloger 1841
syn. *Ceratorhinus* Gray 1867

Diagnose: Meist mittelgroße Rhinocerotini mit zwei medianen Hörnern. Mindestens je ein Paar Incisiven in Ober- und Unterkiefer. Schädel meist dolichocephal, mit mäßig ansteigendem Hinterhaupt. Unterkiefer mit gebogenem Unterrand, der ohne Knick in die flach ansteigende Symphyse übergeht. Backenzähne brachydont, selten subhypsodont, mit den Merkmalen des Tribus.

Typusart: *Didermocerus sumatrensis* (Fischer 1814)

Didermocerus sansaniensis (Lartet 1848)

1834 ohne Bestimmung — H. v. Meyer, S. 112, Fig. 95, Taf. 13
v 1848 *Rhinoceros sansaniensis* — Lartet in Laurillard, in d'Orbigny 11, S. 100
1851 *Rhinoceros sansaniensis* — Lartet, S. 29
1853 *Rhinoceros sansaniensis* — Duvernoy, S. 4 ff.
1855 *Rhinoceros sansaniensis* Lartet — Duvernoy, S. 31 ff.; Taf. 1, Fig. 1a; Taf. 3, Fig. 1b; Taf. 4, Fig. 1c
1891 *Rhinoceros sansaniensis* (Lartet) — Filhol, S. 194; Taf. 13, 14

v 1893 *Aceratherium incisivum* Kaup partim — HOFMANN, S. 53 ff.; Taf. 10, Fig. 1, 3, 5
1898 *Rhinoceros sansaniensis,* Lartet — ROGER, S. 21
v 1900 *Rhinoceros sansaniensis,* Lartet — ROGER, S. 49; Taf. 1, Fig. 1
1900 *Rhinoceros sansaniensis* — OSBORN, S. 256 ff.; Abb. 13 A, 14 A
v 1929a *Dicerorhinus germanicus* nov. spec. — WANG, S. 4; Taf. 2, Fig. 5
v 1970 *Dicerorhinus sansaniensis-germanicus* Gruppe partim — MOTTL, S. 85, 89, 98, 102
v 1970 *Aceratherium tetradactylum* (LART.) partim — MOTTL, S. 108

Diagnose (Neufassung): Große europäische Art der Gattung *Didermocerus.* Schädel breit, hinterer Hornstuhl schwach bis fehlend. Backenzähne klein, sehr brachydont, meist ohne inneres und äußeres Cingulum. Rippen der Außenwand bei den oberen P deutlich konvergent, ungleich stark. Obere M mit deutlichem Antecrochet. Untere P_1 und P_2 relativ groß. Extremitäten im Vergleich mit *D. sumatrensis* langgestreckt.

Beschreibung: Da die Art gut bekannt ist, beschränke ich mich hier auf Schädel- und Gebißreste. Die Extremitätenknochen sind bei den Rhinocerotini so uniform, daß sie zur Systematik wenig beitragen.

Der Schädel ist größer als der Typusschädel von Sansan, obwohl die Zahnreihen etwa gleich lang sind. Das bedeutet, daß beim Schädel von Sandelzhausen die Zähne im Verhältnis zur Größe des Schädels sehr klein sind. Im übrigen lassen sich die beiden Schädel nur schwer vergleichen, da der Typusschädel stark lateral, der von Sandelzhausen dagegen vertikal verdrückt ist.

Die Nasalia sind breit, der seitliche Flansch der Unterseite ist schwach. Der vordere Hornstuhl ist groß und spitz, der hintere fehlt, während er beim Schädel von Sansan gut entwickelt ist. Die Stirn ist kaum breiter als die Nasalia. Die Cristae parietales konvergieren nach hinten nur schwach und bleiben durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Das Hinterhaupt ist breit und rechteckig. Die Crista occipitalis überragt die Condylen nach hinten, was aber vermutlich auf die Verdrükkung zurückzuführen ist.

Die Nasalincisur endet beim P^1, das For. infraorbitale liegt über P^2, die Orbita reicht bis zum M^1 nach vorn. Der Jochbogen ist relativ schwach abgespreizt. Der hintere Gaumenausschnitt reicht bis zur vorderen Hälfte des M^2. Die Ohrregion zeigt keinen durch Verwachsung geschlossenen falschen äußeren Gehörgang. Der Proc. posttympanicus greift aber mit einem plattenartigen Fortsatz seitlich über den Proc. postglenoidalis nach vorn, so daß er den Hinterrand der Gelenkpfanne erreicht. Damit liegen beide Fortsätze nicht nur ganz eng beieinander, sondern der Schlitz zwischen ihnen ist zudem noch geknickt. Diese Konstruktion entspricht voll und ganz der Verwachsung beider Fortsätze bei den „brachycephalen" Rhinocerotini. Das freie Ende des Proc. posttympanicus ist etwas länger als der Proc. postglenoideus.

Incisiven sind bisher mit Sicherheit nur aus dem Unterkiefer vorhanden. Sie zeigen, wie auch beim rezenten *D. sumatrensis,* einen sehr geringen Geschlechtsdimorphismus. Männliche und weibliche I_2 unterscheiden sich nur in der Stärke, aber nicht in der Länge. Krone und Wurzel sind fast nur nach außen gebogen; der Unterrand zeigt eine schwache Krümmung nach oben der Oberrand ist völlig flach. Die Wurzel hat einen breit ovalen Querschnitt, dessen Breite zur Wurzelspitze kaum abnimmt. Der Zahnhals ist im Gegensatz zu den Aceratheriinae bei beiden Geschlechtern stark eingeschnürt. Die Krone ist kurz, spitz-dreieckig, mit einer scharfen mesialen und einer starken distalen Schneide, die sich hoch über der

Basis in zwei kräftige Leisten teilt. Die Labialseite trägt eine starke Schmelzschicht, die auf der Lingualseite fast ganz fehlt. Sie ist nur an der Basis vorhanden und kann ein Innencingulum bilden. Ein Außencingulum fehlt.

Ein einzelner I_1 wird hierher gestellt, da seine Wurzel zu dick für die bisher bei *Brachypodella* bekannten I_1-Alveolen ist. Die Wurzel ist lang, stiftförmig, drehrund. Der Zahnhals ist etwas eingeschnürt. Die Krone ist schief kugelig, stark geglättet, aber ohne Schliffspuren.

Die Backenzähne des Schädels sind die kleinsten und primitivsten der Art. Unter dem Material von Sandelzhausen finden sich aber auch größere und höher entwickelte. Die Prämolaren sind meist paramolariform, P^2 gelegentlich noch submolariform, während in Sansan noch submolariforme P^3 vorkommen. Beide Querjoche haben einen sehr geringen Abstand. Ihre Schrägstellung ist geringer als bei den späteren Stücken von Sansan, Massenhausen und Steinheim. Die Postfossette ist daher relativ kurz. Sie ist wesentlich seichter als der Medisinus und reicht kaum unter das Niveau des Cingulums — ebenfalls ein primitives Merkmal.

Die Außenwand der P ist stark geneigt. Der Parastyl ist lang, die Furche stumpf. Der scharfe Paraconus ist immer stark nach hinten geneigt. Bei P^2 und P^3 konvergiert er nach oben stark mit der etwas schwächeren Metaconusrippe; nur bei P^4 ist dazwischen noch eine deutliche Mesostylrippe erkennbar. Kein P von Sandelzhausen zeigt Spuren eines Innen- oder Außencingulums.

Die Molaren haben ebenfalls eine stark geneigte Außenwand mit markantem Paraconus, aber relativ kurzem Parastyl. Die Parastylfurche ist beim M^1 scharf, beim M^3 stumpf. Mesostyl und Metaconusrippe sind bei M^1 und M^2 schwach entwickelt. Die Querjoche sind stärker schräggestellt als bei den P. Die Protoconusfurchen und die vordere Hypoconusfurche sind nur beim M^1 stärker, bei den übrigen M schwach entwickelt. Der Ausgang des Medisinus ist beim M^1 eng und scharf, bei den hinteren M breit und stumpf. Die Postfossette ist seicht, wenn auch tiefer als bei den P. Der Talon des M^3 ist schwach und liegt relativ weit labial, wie allgemein bei *D. sansaniensis*.

Alle unteren Backenzähne haben eine tiefe Außenfurche und ein mittellanges Paralophid. Der P_1 ist groß und zweiwurzelig, leider nicht erhalten. Innencingula fehlen bis auf eine kurze vordere Leiste; Spuren eines Außencingulums finden sich in der Außenfurche des M_1. Die Molaren haben einfach kräftig geknickte Joche. Die Zahngruben sind rinnenförmig, mit relativ weiten, nur schwach nach lingual fallenden Böden.

Die unteren Prämolaren sind groß und zeigen keine Spur einer Reduktion. Ihr Hypolophid ist stärker gekrümmt als das der M. P_2 hat ein voll entwickeltes eingekrümmtes Paralophid, dessen Knick zu einer vorderen Außenkante verstärkt ist. Das Metalophid ist bei P_2 stark schräggestellt, bei den übrigen weniger. Die Protoconidfalte liegt weit lingual, ihre Stärke nimmt von P_2 zu P_4 ab. Die Protoconidkante steht bei P_2 als Leiste über die Außenfurche vor, bei den übrigen P ist sie gerundet. Eine vordere Außenfurche ist nur bei P_2 entwickelt. Die Zahngruben sind trichterförmig mit einem engen Schlitz nach lingual, der steil abfällt und weit an der Innenwand herabläuft. Bei P_2 ist die Talonidgrube durch eine schwache Innenschwelle verschlossen, bei P_4 durch einen zusätzlichen Schmelzgrat eingeengt.

Der Unterkiefer: Es ist nur eine Hälfte erhalten, die Symphyse fehlt. Das Corpus ist mäßig schlank, mittelhoch und hat einen völlig geraden Unterrand. Es ist relativ höher als bei D. sumatrensis. Der Ramus ist sehr niedrig, der Angulus

weit ausgewölbt. Die Symphyse beginnt bei P_2, das hinterste For. mentale liegt unter der vorderen Hälfte von P_3. Die Alveole des I_2 endet weit vor P_1. Das For. mandibulare liegt weit unter der Ebene der Zahnbasen.

Die Stellung von *Didermocerus sansaniensis* im System der Rhinocerotini

a. Schädelbau: Die Gattung *Didermocerus* ist die primitivste der Rhinocerotini. Der Schädel steht zwischen den kurzen Schädeln mit stark gesatteltem Profil, wie sie *Rhinoceros* und *Eurhinoceros* zeigen, und den langen Schädeln von *Diceros, Ceratotherium, Stephanorhinus* und *Coelodonta,* deren Profil gerade oder schwach gesattelt ist.

Die Nasalincisur endet weit vorn, während sie bei *Rhinoceros* und *Eurhinoceros* wenig, bei *Diceros* und *Stephanorhinus* stärker und bei *Coelodonta* sehr weit nach hinten verschoben ist. Beim Schädel von Sansan liegt die Incisur weiter hinten als bei dem von Sandelzhausen, was möglicherweise auf eine ähnliche Modernisierungstendenz innerhalb der Art *sansaniensis* hinweist.

b. Incisiven: *Didermocerus* gehört zu den Formen, bei denen das Incisivengebiß erhalten bleibt. Ob allerdings bei *D. sansaniensis* der I^2 noch erhalten ist, wie bei *D. schleiermacheri* (Kaup 1832) und *Rhinoceros (Gaindatherium),* ist nicht bekannt.

c. Backenzähne: Die auffallend geringe Größe der Backenzähne ist beim Schädel von Sansan weniger ausgeprägt; noch schwächer ist sie bei *D. sumatrensis* und *Eurhinoceros* entwickelt. Die Kronenhöhe ist im Vergleich mit *D. sumatrensis* geringer; die oberen P zeigen eine schwächere Schrägstellung der Querjoche und eine seichtere Postfossette.

Modernere Merkmale bieten die völlige Reduktion des Innen- und Außencingulums und die weit fortgeschrittene Molarisierung der oberen P. Diese Merkmale sind allerdings nicht nur durch die Entwicklungshöhe bedingt, sondern sie verhalten sich in den verschiedenen Stämmen der Rhinocerotini verschieden. Beide Merkmale finden sich bei *D. sumatrensis.* Frühzeitige Molarisierung kommt außerdem noch bei *Eurhinoceros* vor, der frühe Verlust des Cingulums bei *Rhinoceros* s. l.. Bei den übrigen Formen erfolgen beide Entwicklungen später, wenn sie nicht ganz ausbleiben.

Weniger bedeutende Merkmale sind die deutliche Entwicklung der Protoconusfurchen und des Antecrochets an den oberen Molaren, die vollständige Ausbildung der unteren P, mit mittellangem Paralophid. Es handelt sich dabei um primitive Merkmale, in denen sich bereits *D. sumatrensis* moderner verhält.

Insgesamt schließt sich *D. sansaniensis* eng an *D. sumatrensis* an, ist aber in den meisten Merkmalen primitiver. Ausnahmen sind die Reduktion des hinteren Hornstuhles und evtl. eine schwache Rückwärtsverlagerung der Nasalincisur.

Die Gattung *Didermocerus,* der bei enger Fassung nur diese beiden Arten zugeordnet werden können, ist die primitivste Gattung der Rhinocerotini, die aber einige frühzeitig modernisierte Merkmale aufweist.

4. Ökologie

a. Die ökologischen Ansprüche der Arten

Um Schlüsse auf das ökologische Verhalten fossiler Formen zu ziehen sind mehrere Verfahrensweisen möglich:

Sind verwandte Formen in der lebenden Tierwelt vorhanden, so kann deren Ökologie als Richtschnur dienen, wobei die morphologischen Unterschiede der fossilen Form mit berücksichtigt werden müssen.

Einen weiteren Gesichtspunkt bietet das Vorkommen einer Form an verschiedenen Fundstellen, über deren Ökologie bereits Vorstellungen bestehen.

Wenn Verwandte in der Rezentfauna fehlen, können auch Schlüsse aus der Stellung der Form innerhalb ihrer Gruppe gezogen werden, insbesondere wenn geeignete Spezialisierungen am fossilen Material erkennbar sind.

Die erste Methode kann unter den drei Arten nur auf *Didermocerus sansaniensis* angewendet werden. Für die beiden häufigeren Arten bleiben nur die zweite und dritte.

Das Auftreten der fossilen Formen als Indiz für deren ökologische Ansprüche.

Die Hauptschwierigkeit bei der Beurteilung fossiler Lebensräume ist, daß der Nachweis trockener Umgebung kaum je zu führen ist, da am Zustandekommen der Fundstellen immer Wasser beteiligt war. Da aber auch immer Tiere trockener Gebiete an die Wasserstellen kommen, kann auch das Vorhandensein von Wasser allein kein Hinweis auf einen feuchten Biotop sein.

Im allgemeinen müssen stehende Gewässer und ihre Ablagerungen wie Braunkohlen und Süßwasserkalke und -mergel als Hinweis auf einen hohen Grundwasserstand und damit auf hohe Bodenfeuchtigkeit der Umgebung gewertet werden. Fließende Gewässer hingegen rekrutieren ihre Gerölle, und damit auch eingelagerte Fossilien aus allen Gebieten, die sie durchströmen. Sie können also auch Faunenelemente der benachbarten trockeneren Gebiete enthalten.

Das Vorkommen von *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi:*

1. Obere Süßwassermolasse: Abgesehen von Einzelfunden ist die Art auf Fundstellen mit reicher Fauna beschränkt. Sie kommt nur in der unteren und mittleren Serie Dehms vor. Mit Ausnahme der limnischen Kalke und Mergel von Engelswies sind alle Fundstellen fluviatil gebildet.
2. La Romieu: Mergellinsen in fluviatilen Sanden und Mergel im Liegenden der Sande. Es dürfte sich um Bildungen im Grenzbereich limnisch-fluviatil handeln.

Die Seltenheit der Art verbietet es, aus ihrem Fehlen an allen übrigen Lokalitäten Schlüsse zu ziehen. Das Vorkommen bietet ebenfalls keine Hinweise zur Ökologie.

Das Vorkommen von *Brachypodella germanica:*

1. Georgensgmünd: Limnische Kalke und Mergel mit Sandlinsen
2. Steiermark: Zahlreiche Braunkohlenvorkommen in morphologisch stark gegliederter Umgebung.
3. La Romieu: Mergel im limnisch-fluviatilen Grenzbereich

4. Obere Süßwassermolasse: Fluviatile Ablagerungen der unteren und mittleren Serie, limnische Sedimente von Engelswies. Nur Fundstellen mit reicher Fauna.
5. Sables de l'Orléanais (selten): Fluviatile Sande mit sehr reicher Fauna.

Der Schwerpunkt der Verteilung liegt offenbar auf limnischen Sedimenten, so daß man die Form als wasserliebend ansehen kann.

Das Vorkommen von *Didermocerus sansaniensis:*

1. Sansan: Lakustrine Kalke und Mergel.
2. Georgensgmünd (selten): Süßwasserkalke und Mergel mit Sandlinsen.
3. Steinheim am Albuch: Süßwasserkalke eines Kratersees in trockener, verkarsteter Umgebung.
4. Obere Süßwassermolasse: Reichere fluviatile Faunen und Süßwasserkalke und -mergel von Engelswies.
5. Braunkohlen der Steiermark: Eine der häufigsten Formen.
6. Wiener Becken (sehr selten): Fluviatile Schotter
7. Regensburger Braunkohlen: Nur ein Stück.
8. La Grive (selten): Spaltenfüllungen im verkarsteten Jura.

Trotz der zahlreichen Funde dieser geologisch langlebigen Art ist eine eindeutige Aussage über den Lebensraum nicht möglich. Es scheint vielmehr eine Form zu sein, die ohne spezielle Anpassungen in verschiedenen Biotopen leben konnte.

Das Fehlen anderer, gleichzeitiger Nashornarten in einer so reichen Fauna kann ebenfalls ökologische Ursachen haben. Dabei handelt es sich in erster Linie um *Brachypotherium brachypus*, das von Thenius (1951) als Vertreter einer „Trokkenwald-Gemeinschaft" angesehen wird. Dabei kann aber auch die Möglichkeit nicht außer Acht gelassen werden, daß das Fehlen dieser Art stratigraphische oder lokal-stratigraphische Ursachen hat.

Für diese zweite Deutung spricht die Tatsache, daß *Brachypotherium* wie *Dinotherium* bisher erst von der mittleren Serie an in der OSM (Dehm, 1955) auftreten und, daß *Dinotherium* in Sandelzhausen ebenfalls fehlt, obwohl Mastodonten vorkommen. In anderen Fundstellen der nächsten Umgebung sind beide Gattungen nachgewiesen, so daß sie zumindest in Schicht A, deren abgerollte Knochen- und Zahnreste für einen Teil der Stücke weiteren Transport belegen, vorkommen müßten, wenn die Vorkommen gleichzeitig wären.

Dabei muß aber die Frage offen bleiben, ob das Fehlen dieser Formen, speziell in der unteren Serie, nicht letzten Endes auf weiträumige ökologische Bedingungen zurückgeht. Wenn dies der Fall ist, bieten zumindest die Rhinocerotidae nicht mehr die Möglichkeit, örtliche Gegebenheiten innerhalb des Großraumes klarer zu charakterisieren.

Von den übrigen fehlenden Arten kommt die seltene Art „*Dicerorhinus*" *steinheimensis* erst von der mittleren Serie an, *Aceratherium simorrense* und *Aceratherium tetradactylum incisivum* erst von der Hangendserie an vor.

Daß andere Arten der vertretenen Gattungen fehlen, ist natürlich, da sie sich im allgemeinen wechselseitig vertreten. Beachtung verdient, daß sowohl von *Aceratherium (Dromoceratherium)* als auch von *Brachypodella* jeweils die kleinere Art in Sandelzhausen auftritt.

Die besonderen Spezialisierungen der Arten und ihre Stellung innerhalb verwandter Formen.

Alle drei Arten haben brachydonte Backenzähne. Damit ist keine der Arten fähig, Steppengräser oder trockenes Buschwerk als Grundnahrung zu verwerten. Ein gelegentliches Ausweichen auf eine solche Nahrung wäre damit aber noch nicht ausgeschlossen. Da aber Formen mit typischer Anpassung an Hartnahrung, wie sie gleichzeitig in Asien vorkommen (z. B. Elasmotherini, *Aprotodon)* in ganz Mitteleuropa fehlen, muß angenommen werden, daß solche Biotope überhaupt fehlten. Schwieriger ist es, festzustellen, welchen Grad der Feuchtigkeit (Feuchtigkeit ist die Vorbedingung für die dauerhafte Existenz weichblättriger Pflanzen in warmen Klimaten) die einzelnen Arten bevorzugten.

Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi n. sp. ist innerhalb der Aceratherini eine der primitivsten Formen. Nur die Molarisierung der oberen P ist relativ weit fortgeschritten. Auch die nächsten Verwandten kommen vor allem in limnischen Sedimenten vor.

Die einzige modernere Entwicklung, die Molarisierung der P, findet sich unter den Rhinocerotidae vor allem bei unangepaßten Formen, während Formen, die an trockenere Klimate angepaßt waren, eine verzögerte Molarisierung der P zeigen.

Damit kann *Aceratherium (D.) fahlbuschi* als eine Form feuchter Biotope angesehen werden. Die geringe Verbreitung kann auf einen geringen ökologischen Spielraum hinweisen, wird aber möglicherweise auch durch die schwierige Bestimmbarkeit der primitiven *Aceratherium*-Arten vorgetäuscht.

Brachypodella germanica (Wang 1929) gehört einer Gruppe mit sehr vielfältiger Aufsplitterung und sehr verschiedenen Anpassungen an. So klar die ökologischen Verhältnisse der jüngeren Formen sind, so wenig ist bei den älteren Vertretern der Teleoceratini darüber bekannt.

Außer *Teleoceras* und *Aprotodon* haben alle Teleoceratini brachydonte Gebisse, was aber nicht ausschließt, daß *Brachypotherium* eine Trockenwaldform (Thenius 1951) ist. Damit kann die Brachydontie nicht allein als Indiz verwendet werden.

Das Verhalten der oberen P entspricht dem von Formen, die saftige, weiche Nahrung bevorzugen: Das ursprünglich starke Innencingulum wird reduziert, die Molarisierung ist nicht nur vollständig, sondern geht sogar bis zur Divergenz der Joche. Möglicherweise ist auch die geringe Kronenhöhe der I^1 ein Hinweis auf den geringen Widerstand, den die zu schneidende Nahrung bot.

Die Verkürzung der Extremitäten und die Reduktion des MC V kommen allen modernen Teleoceratini ohne Rücksicht auf den Lebensraum zu.

Damit bestätigen diese Hinweise das aus der Verteilung der Funde gewonnene Bild, daß es sich bei *Brachypodella germanica* um eine sehr feuchtigkeitsliebende Form handelt.

Didermocerus sansaniensis (Lartet 1848) hat als einzige der drei Arten noch eine nahe verwandte rezente Form. Diese, *Didermocerus sumatrensis,* ist ein typischer Vertreter des tropischen Regenwaldes, steigt aber auch hoch ins Gebirge auf, wo dieses entsprechend bewaldet ist. Erfahrungen mit der Zoohaltung (Krumbiegel 1965) zeigen, daß die Art tatsächlich hohe Temperaturen und hohe Feuchtigkeit benötigt. Der heutige Biotop ist also nicht oder nur wenig durch Bejagung verfälscht.

Didermocerus sansaniensis hat als wichtigste Unterschiede eine geringere Hö-

he der Zahnkronen und schlankere Extremitäten. Beide Merkmale sind primitiver und entsprechen dem geologischen Alter. Die Verstärkung des Nasenhornes und die Reduktion des Stirnhornes sind ökologisch bedeutungslos. *D. sansaniensis* könnte also durchaus die Lebensweise von *D. sumatrensis* gehabt haben.

Betrachtet man das Vorkommen der Art unter diesem Blickwinkel, so fällt sofort die besondere Häufigkeit der Art in den Braunkohlen der Steiermark und im Süßwasserkalk von Steinheim am Albuch auf. Beide Fundstellen liegen inmitten von Hoch- oder Gebirgsländern.

Die Art hat also möglicherweise nicht ständig in unmittelbarer Nähe der Gewässer gelebt, sondern ist als Element der feuchten, aber nicht extrem feuchten Umgebung zu betrachten, wobei sie offenbar hügeliges Gelände bevorzugte.

b. Die Verteilung der Funde auf die verschiedenen Schichten

Die Fundstelle zeigt in den unteren Horizonten eine nahezu gleichbleibende Fundhäufigkeit. Demgegenüber sind in der Schicht D (Profile bei FAHLBUSCH & GALL 1970 und FAHLBUSCH & SCHMIDT-KITTLER 1972) nur mehr wenige Einzelfunde, in höheren Schichten keine Funde mehr zu verzeichnen.

Ausgewertet wurden die Funde aus den Grabungskampagnen 1969 bis 1971, da bei älteren Funden die Horizontierung nicht klar festliegt. Für alle Fundschichten wurden die Mindestindividuenzahlen unter Berücksichtigung der Abkauungsverhältnisse ermittelt.

Die Funde verteilen sich wie folgt, von oben nach unten:

Schicht D	*A. f.*	1 adultes		Individuum
	B. g.	2 adulte,	1 juveniles	Individuum
	D. s.	1 adultes		Individuum
Schicht C	*A. f.*	1 adultes,	5 juvenile	Individuen
	B. g.	5 adulte,	7 juvenile	Individuen
	D. s.	—	1 juveniles	Individuum
Schicht B_2	*A. f.*	3 adulte,	6 juvenile	Individuen
	B. g.	13 adulte,	12 juvenile	Individuen
	D. s.	1 adultes,	2 juvenile	Individuen
Schicht B_1	*A. f.*	9 adulte,	8 juvenile	Individuen
	B. g.	7 adulte,	5 juvenile	Individuen
	D. s.	4 adulte,	1 juveniles	Individuum
Schicht A	*A. f.*	9 adulte,	3 juvenile	Individuen
	B. g.	3 adulte,	1 juveniles	Individuum
	D. s.	1 adultes	1 juveniles	Individuum

Die geringen Häufigkeitsschwankungen in den unteren Schichten hängen mit der unterschiedlichen Schichtmächtigkeit zusammen. Die geringe Häufigkeit der Jungtiere in den Schichten A und B_1 hängt sicher mit der verstärkten Geröllführung dieser Schichten zusammen, da die Gerölle die zarteren Milchgebisse rasch zerstörten.

Das Vorherrschen der feuchtigkeitsliebenden Formen *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* und *Brachypodella germanica* und die relative Seltenheit der weniger von der Bodenfeuchtigkeit abhängenden Form *Didermocerus sansaniensis*

weisen darauf hin, daß die Umgebung oder das Einzugsgebiet der Fundstelle sich gegenüber der weiteren Umgebung durch besondere Feuchtigkeit ausgezeichnet hat.

Die allmähliche Häufigkeitsverschiebung der Arten *Aceratherium (D.) fahlbuschi* und *Brachypodella germanica* zu Gunsten der letzteren hat nur dann eine besondere Bedeutung, wenn man für die Bildung der Lagerstätte einen längeren Zeitraum annimmt. Dagegen spricht, daß keine der beobachteten Schichtgrenzen eine echte Schüttungsgrenze ist, mit Ausnahme der kohligen Lage C_2. Nimmt man aber einen kurzen Bildungszeitraum an, so spiegelt die Verschiebung nur die normale Fluktuation der Tiere wieder.

5. Hinweise zur Genese der Lagerstätte aus der Verteilung zusammengehöriger Stücke

Horizontale Zerstreuung

Häufig finden sich zum gleichen Individuum gehörige Einzelstücke in benachbarten Planquadraten (FAHLBUSCH, GALL & SCHMIDT-KITTLER 1972), während andere weit verschleppt wurden. Das betrifft Stücke aller Größenordnungen, wobei bei Einzelzähnen größere Transportweiten nachgewiesen werden konnten als bei größeren Knochen. Sogar Splitter ein und desselben Zahnes sind über mehr als einen Quadratmeter Fläche zerstreut worden. Da derartige Feststellungen davon abhängig sind, daß auch Zahnsplitter bei der Grabung mit aufgesammelt wurden, ist es erklärlich, daß nur wenige Beispiele für die Zusammengehörigkeit von Splittern vorhanden sind, während zahlreiche Splitter isoliert bleiben.

Daß die Zerteilung der größeren und kleineren Stücke nach deren Einbringung in die Lagerstätte erfolgte, wird dadurch belegt, daß weite Streufelder zusammengehöriger Stücke seltener sind als enge.

Beispiele für derartige Zerteilungen sind:

Teile eines *Aceratherium*-Schädels (1959 II 400), die sich auf den Planquadraten 7E und 7F (Schicht A) fanden. Es fehlten nur ein Teil des rechten Jochbogens, die beiden P^1 und die Prämaxillen.

Teile einer Hinterextremität von *Didermocerus*, die auf die Planquadrate 4N, 5N, 6N, 6O, 7N verteilt waren (Schicht B_1). Die Extremität ist vom Femur bis zu den Metapodien fast komplett, es fehlen der Astragalus und des Tarsale 1. Allerdings wurde auf den benachbarten Planquadraten 6P und 7O bereits nicht mehr gegraben.

Zähne eines adulten Individuums von *Didermocerus* fanden sich auf folgenden Planquadraten der Schicht A und B_1: I_2r: 8E, P^2r: 9L, P^2l: 14K, P^3r: 5 G, P^3l: 8K, P^4l: 9E, M^2R: 7H, M^3r: 11G, M^3l: 10K, P_2l: 9K, P_3l: 2 F, P_4r: 9F, M_1r: 12H, M_2r: 6E, M_2l: 15H, M_3r: 9L und 12 H, M_3l: 11 G, in älteren Grabungen ohne Planquadrate fanden sich noch der P^4r und der M_1l derselben Zahnreihen. Die maximale Entfernung einzelner Stücke beträgt um 14 m. Daß Ober- und Unterkiefer gemeinsam in die Lagerstätte geraten sind, bedeutet, daß die Stücke sehr vollständig in die Lagerstätte gekommen sind.

Splitter eines einzelnen Zahnes von *Brachypodella* fanden sich auf den Planquadraten 7K, 7I, 9I und 11K. Die Zahnkrone konnte vollständig zusammengesetzt werden. Der Zahn war in der Weise zerbrochen, daß sich von einem erhalten gebliebenen Kern Teile des Ectolophs und die Vorderseite des Protolophs in der Mit-

tellinie der Joche, also an der schwächsten Stelle abgespalten haben. Diese Art der Aufteilung läßt sich kaum durch Druck oder Aufprall erklären, da weder eine Schlagstelle, noch eine stärkere Zersplitterung einer der Bruchstellen erkennbar ist. Es handelt sich um einfache glatte Brüche, wie sie bei der Verwitterung, insbesondere bei der Austrocknung frei liegender Zähne vorkommen. Ob das auf ein zeitweiliges Austrocknen des Gewässers oder auf andere innere Spannungen des Zahnes hinweist, muß noch geklärt werden.

Vertikale Verteilung:

Höhenunterschiede zwischen zusammengehörigen Stücken sind insofern schwieriger nachzuweisen, als Individuen zunächst nach Schichten getrennt zusammengestellt wurden. Es hat sich aber gezeigt, daß alle „Schichtgrenzen" von einzelnen Individuen überschritten werden, mit Ausnahme der Kohlenlage C_2.

Für die Schichten A und B_1 bietet das oben aufgeführte Stück von *Didermocerus* ein gutes Beispiel, da die Einzelzähne sich von 5—35 cm über der Basis in beiden Schichten fanden, wobei die Höhenunterschiede im selben Planquadrat maximal 20 cm betrugen.

Für B_1 und B_2 kann ein weiteres Stück von *Didermocerus* angeführt werden, dessen Zähne sich in Höhen von 60—95 cm in den beiden Schichten fanden. Der höchste und der tiefste Wert stammen aus benachbarten Planquadraten.

Für B_2 und C_1 kann der oben erwähnte zersplitterte Zahn angeführt werden. Einer der Splitter fand sich in C, die übrigen in B_2. Die Höhenwerte liegen 90—115 cm über der Basis.

Damit zeigt sich, daß keine der Schichtgrenzen unter C_2 eine echte Schüttungsgrenze darstellt (s. a. Fahlbusch, Gall & Schmidt-Kittler 1972, S. 339).

Die Höhenunterschiede zwischen zusammengehörigen Stücken betragen maximal 35—40 cm, so daß man die Reliefunterschiede des Grundes während der Schüttung etwa in dieser Größenordnung annehmen muß. Da sich diese Beträge auch innerhalb eines Planquadrates finden, muß das Relief steil und unruhig gewesen sein.

Bei der sekundären Verfrachtung der zerfallenen Stücke könnte an eine mehrfache, kleinräumige Umlagerung gedacht werden (Fahlbusch, Gall & Schmidt-Kittler 1972 S. 340). Die Art der Zerteilung größerer und robuster Stücke nach ihrer Einbringung in die Lagerstätte muß noch geklärt werden.

Literatur

Ballesio, R., Battetta, J.; David, L. & Mein, P.: Mise au point sur *Aceratherium platyodon* Mermier, 1895. — Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 9, 51—80, 8 Taf., Lyon 1965.

Borissiak, A., A.: *Aceratherium Depereti* n. sp. from the Jilančik beds. — Bull. Acad. Sci. USSR, 6. Ser., 21, 769—786, 2 Abb., Moskau 1927.

Crusafont, M.; Villalta, J. F. & Truyols, Y. J.: El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. — Mem. Comm. Inst. Geol. Diput. Prov. Barcelona, 12, 272 S., 55 Abb., 11 Taf., Barcelona 1955.

Dehm, R.: Die Säugetier-Faunen in der Oberen Süßwassermolasse und ihre Bedeutung für die Gliederung. — Erläut. Geol. Übersichtsk. der Süddeutsch. Molasse. Bayer. Geol. Landesamt München, 81—88, München 1955.

Deraniyagala, P. E. P.: A new Genus and Species of hornless Mio-Pliocene Rhinoceros. — Proc. Ceylon. Assoc. Sc. Ann. Congr., 7, 2, S. 24, Colombo 1951.

Dietrich, W. O.: Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingense* n. g. n. sp.). — Z. f. Säugetierkde., 6, 5, 203—220, 15 Abb., Taf. 22—23, Berlin 1931.

Duvernoy, M.: Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. — C. rend. Sé. Ac. Sc., **36**, 17. Jan., 10 S., Paris 1853.

Duvernoy, M.: Des espèces de Rhinocéros fossiles . . . — Arch. Mus. hist. Nat., **7**, 1—104, Taf. 1—8, Paris 1855.

Fahlbusch, V. & Gall, H.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 1. Entdeckung, Geologie, Faunenübersicht und Grabungsbericht für 1969. — Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., 10, 365—396, 9 Abb., 1 Taf., München 1970.

Fahlbusch, V.; Gall, H. & Schmidt-Kittler, N.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 2. Sediment und Fossilinhalt — Probleme der Genese und Ökologie. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1972, 6, 331—343, 1 Abb., Stuttgart 1972.

Filhol, H.: Etudes sur les mammifères fossiles de Sansan. — Ann. Sc. Géol., **21**, 1, 1—319, Taf. 1—46, Paris 1891.

Gall, H.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 4. Die Molluskenfauna (Lamellibranchiata, Gastropoda) und ihre stratigraphische und ökologische Bedeutung. — Dieses Heft, S. 3—32, 2 Abb., 2 Tab., München 1972.

Heissig, K.: Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim . . . — Abh. Bay. Ak. Wiss., Math. Nat. Kl., N. F., **138**, 1—133, 5 Taf., 34 Abb., 24 Tab., München 1969.

Heissig, K.: Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. — Abh. Bay. Ak. Wiss., Math. Nat. Kl., N. F., **152**, 1—113, 3 Abb., 41 Tab., 25 Taf., München 1972.

Herold, R. & Ibrahim, A.: Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 7. Untersuchungen über die Einregelung der Fossilien. — Dieses Heft, S. 125—135, 2 Abb., 3 Tab., München 1972.

Hofmann, A.: Die Fauna von Göriach. — Abh. k. k. geol. R. A., **15**, 6, 1—87, Taf. 1—17, Wien 1893.

Kaup, J. J.: Über *Rhinoceros incisivus* Cuv. und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermacheri*. — Isis, 8, 898—904, Taf. 18, Fig. 1—2, Leipzig 1832.

Krumbiegel, I.: Das Kopenhagener Sumatranashorn, *Didermocerus sumatrensis* (Fischer, 1814). — Säugetierkundl. Mitt., **13**, 3, 97—100, 6 Abb., München 1965.

Lartet, E.: Nomenclature des mammifères et des coquilles qu'il a trouvés dans un terrain d'eau douce près de Simorre et de Sansan (Gers). — Bull. Soc. Géol. France, (1) **7**, 217—220, Paris 1839.

Lartet, E.: Notice sur la colline de Sansan . . . — Annuaire Dépt. Gers, **1851**, 45 S., Auch 1851.

Mayet, L.: Etude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. — Ann. Univ. Lyon, N. S. **24**, 1—336, 100 Abb., 12 Taf., Lyon 1908.

Mermier, E., Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'Acerotherium dans la molasse burdigalienne du Royans. — Ann. Soc. Linn. Lyon, **42**, 1—31, 1 Abb., Taf. 1, Lyon 1895.

Mermier, E.: Etude complémentaire sur l'Acerotherium platyodon. — Ann. Soc. Linn. Lyon, **43**, 1—18, Taf. 1—2, Lyon 1896.

Mermier, E.: Nouvelles observations sur l'Acerotherium platyodon . . . — Ann. Soc. Linn. Lyon, **43**, 4 S., Lyon 1896a.

Meyer, H. v.: Die fossilen Zähne und Knochen und ihre Ablagerungen in der Gegend von Georgensgmünd in Bayern. — 130 S., 14 Taf., Frankfurt a. M. 1834.

Mottl, M.: Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südösterreichs. — Mitt. Mus. Bergbau, Geol. Technik, **31**, 1—92, 7 Taf., 3 Abb., Graz 1970.

Nouel, M.: Mémoire sur un nouveau Rhinocéros fossile. — Mém. Soc. Agricult. Bell. Lett. Art. Orléans, **8**, 1 Abb., 5 S., Orléans 1866.

Orbigny, C. d.: Dictionnaire universel d'histoire naturelle. — 13 Bd., 3 Atl., Paris 1842—1849.
Osborn, H., F.: Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. — Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 13, 229—267, 16 Abb., New York 1900.
Pomel, A.: Catalogue méthodique et déscriptif des vertébrés découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire . . . — 193 S., Clermont-Ferrand 1853.
Rinnert, P.: Die Huftiere aus dem Braunkohlenmiozän der Oberpfalz. — Palaeontogr., **107**, Abt. A, 65 S., 6 Taf., Stuttgart 1956.
Roger, O.: Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerisch-schwäbischen Hochebene. — Ber. Naturw. Ver. Schwaben Neuburg, **33**, 1—46, Taf. 1—3, Augsburg 1898.
Roger, O.: Ueber Rhinoceros Goldfussi, Kaup und die anderen gleichzeitigen Rhinocerosarten. — Ber. Naturw. Ver. Schwaben Neuburg, **34**, 1—52, Taf. 1—2, Augsburg 1900.
Roman, F.: Le Néogène continental dans la Basse Vallée du Tage (Rive droite), 1. Paléontologie. — Comm. Serv. Geol. Portugal, **4**, 1—88, 7 Abb., Taf. 1—5, Lissabon 1907.
Roman, F.: Sur un crâne de Rhinocéros conservé au Musée de Nérac (Lot-et-Garonne). — Ann. Soc. Linn. Lyon, **1909**, 16 S., 3 Abb., 1 Taf., Lyon 1909.
Roman, F. & Viret, J.: La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). — Mém. Soc. Géol. France, N. S., **21**, 67 S., 12 Taf., 25 Abb., Paris 1934.
Schmidt-Kittler, N.: Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 3. Suidae (Artiodactyla, Mammalia). — Mitt. Bayer. Staatssammlg. Paläont. hist. Geol., **11**, 129—170, 23 Abb., 2 Taf., München 1971.
Schmidt-Kittler, N.: Die obermiozäne Fossillagerstätte Sandelzhausen. 6. Proboscidea (Mammalia). — Dieses Heft, S. 83—95, Taf. 4—5, 3 Abb., München 1972.
Spillmann, F.: Neue Rhinocerotiden aus den oligozänen Sanden des Linzer Beckens. — Jb. Oberösterr. Musealver. **114**, Abh. 201—254, 16 Abb., Taf. 15—22, Linz 1969.
Stehlin, H. G. & Helbing, H.: Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la Collection Bourgeois. — Bull. Soc. Hist. Nat. Anthrop. Loir-et-Cher., **18**, 77—277, 31 Abb., Blois 1925.
Teppner, W.: Ein Beitrag zur Kenntnis der neogenen Rhinocerotiden der Steiermark. — Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, **51**, 28. S., 2 Taf., Graz 1915.
Thenius, E.: Die Rhinocerotiden (Mammalia) des Wiener Jungtertiärs (Vorl. Mitt.). — Anz. Öst. Ak. Wiss., math. naturw. Kl., **1951**, 13, 343—347, Wien 1951.
Wang, K. M.: Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern. — Pal. Z., **10**, 184—212, 3 Abb., 4 Taf., Berlin 1929.
Wang, K. M.: Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens. — Mem. Geol. Inst. China, **7**, 7 S., 3 Taf., Schanghai 1929a.
Zdarsky, A.: Die miozäne Säugetierfauna von Leoben. — Jb. k. k. geol. R. A., **59**, 246 bis 288, 3 Taf., 1 Abb., Wien 1909.

Tafelerläuterungen

Tafel 3

Fig. 1—3: *Aceratherium (Dromoceratherium) fahlbuschi* n. sp., Sandelzhausen.
1: Holotypus, 1959 II 400, P^2—M^3 re, okklusal, 3/4 nat. Gr.
2: Paratypus, 1959 II 401, P_2—M_2 re, labial, 3/4 nat. Gr.
3: Paratypus, 1959 II 402, I^1 li, lingual, 3/4 nat. Gr.